

Владимир Косоногов

ЗЕРКАЛЬНЫЕ НЕЙРОНЫ:
краткий научный обзор

УДК 591.1
ББК 28.673

Косоногов В.

Зеркальные нейроны: краткий научный обзор / В. Косоногов. – Ростов-на-Дону, 2009 г. – 24 с.

ISBN 978-5-91365-091-7

Данная работа является обзором современных исследований, связанных с зеркальными нейронами.

ББК 28.673

ISBN 978-5-91365-091-7

© ООО «Антей», 2009 г.
© Косоногов В., 2009 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Подражание	5
Эмпатия	9
Язык и речь	10
Понимание чужого сознания (theory of mind)	12
Искажённое психическое развитие (аутизм)	14
Заключение	16
Литература	17

ВВЕДЕНИЕ

Термин «зеркальные нейроны» (итал. - *neuroni specchio*, англ. - *mirror neurons*) был предложен группой итальянских нейрофизиологов из города Парма в середине 1990-ых годов для обозначения нейронов, найденных в коре больших полушарий макака методом введения микроэлектродов. Они возбуждаются как при выполнении определённого действия, так и при наблюдении за выполнением этого действия другим индивидуумом (Di Pellegrino et al., 1992, Gallese et al., 1996). Первоначально они были обнаружены в покрывчатой части нижней лобной извилины (зоне F5 или поле 44 по Бродману), затем в нижней теменной доле (поле 40) и верхней височной борозде (поля 22 и 38). В настоящее время появляются данные о нахождении зеркальных нейронов и в других отделах, в связи с чем, во-первых, возникают споры среди учёных, занимающихся зеркальными нейронами, а, во-вторых, появляется множество критиков, вообще отрицающих их существование. Большинство критиков заявляет, что факты, описанные в ниже обсуждаемых статьях, можно интерпретировать в русле психологических школ (необихевиоризма, деятельностного подхода), и, дескать, сам термин становится ненужным. Но факты остаются фактами – в некоторых отделах нервной системы высших животных есть нейроны, которые активны и при движении, и при наблюдении этого же движения, выполняемого другой особью.

Первые определения функций зеркальных нейронов были очевидны – они активны во время подражания. Позднее начались появляться гипотезы, связывающие данное открытие с рядом проблем современных биологических и гуманитарных дисциплин. Оказывается, что нейрофизиологический уровень подражания – это группа клеток в нескольких областях коры мозга, развивающихся, по-видимому, с рождения. Через подражание были вовлечены в эти исследования следующие явления и проблемы:

- эмпатия как способность понимать эмоции других путём сопереживания;

- язык и речь человека и других животных, особенно, жестовые гипотезы глоттогенеза;
- theory of mind (или понимание чужого сознания, или модель психического, или теория намерений, или макиавеллиевский интеллект) - конструкт, описывающий способность понимать психическое содержание других индивидуумов;
- аутизм, одним из симптомов которого считается отсутствие или нарушение понимания чужого сознания и эмпатии;
- общественная жизнь животных, в том числе человека, как предмет этологии и социобиологии;
- актёрское мастерство и гуманитарные исследования, предполагающие метод вчувствования;
- общее развитие культуры и цивилизации через подражание.

Данная работа является лишь обзором современных исследований, связанных с зеркальными нейронами, не претендующим ни на теоретическую новизну, ни на особое методологическое осмысление.

ПОДРАЖАНИЕ

Подражание является ключевой темой для исследователей, так как именно в реализации этого процесса наглядно можно наблюдать работу зеркальных нейронов. В середине 1990-ых годов итальянские учёные из города Парма, изучая с помощью микроэлектродной техники премоторную кору мозга макак (*macaca nemestrina*), обнаружили, что в зоне F5 некоторые нейроны отвечают как при хватании макаками каких-то предметов (изюма, в частности), так и при наблюдении за хватанием, когда его осуществляет экспериментатор (Gallese et al., 1996).

Подражание - воспроизведение субъектом движений, действий, поведения другого субъекта (Психологический словарь, 2004). Научение путем подражания («имитационное научение») заключается в индивидуальном формировании новых форм поведения, но путем одного лишь непосредственного восприятия действий других животных (Фабри, 1999). Подражание играет ключевую роль в приобретении моторных, коммуникативных, социальных навыков (Piaget, 1962). Многие современ-

ные авторы придают огромное значение участию подражания в общественном, научно-техническом развитии (Рамачандран, Оберман, 2007), во многих аспектах повторяя теорию подражания Тарда.

В современной литературе (краткий обзор – Bird & Heyes, 2007) встречается, по крайней мере, три модели подражания:

1. Активное межмодальное картирование (Meltzoff & Moore, 1983, 1994, 1997);

2. Подражаются цели и средства действий, но не траектория движения и работа эффектора (Wohlschläger, Gattis & Bekkering, 2003).

3. Ассоциация результатов научения (Heyes, 2001, 2002) Это гипотеза подразумевает существование сенсорных (как выглядит движение) и моторных (как чувствуется исполнение движения, то есть проприоцептивные ощущения) репрезентаций движения, она согласуется с данными о зеркальных нейронах.

Если раньше психологи и социологи пытались объяснить подражание с помощью терминов гуманитарных наук, то открытие зеркальных нейронов позволяет несколько прояснить нейрофизиологический механизм подражания. Связь этих нейронов именно с подражанием была отмечена в первую очередь, так как они отвечают при наблюдении за действием и его подражании, то есть животное готово в короткий срок ответить таким же действием в ответ на стимуляцию действием (Gallese et al., 1996).

Зеркальные нейроны можно рассматривать как некоторые переключатели поведения, находящиеся в ассоциативных зонах коры больших полушарий и связывающие сенсорные и моторные отделы. При восприятии действия, совершаемого другим индивидуумом, определённая группа нейронов сенсорных отделов, возбуждённых по определённому рисунку, свойственному именно этому действию, возбуждает определённые зеркальные нейроны, которые в свою очередь возбуждают определённую группу моторных нейронов коры, результатом чего является подражание. Этот механизм описывает гипотеза о минимальной нейронной архитектуре подражания (minimal neural architecture for imitation) Марко Якобони (Iacoboni, 2005).

Согласно этой гипотезе, импульсы от сенсорных отделов коры больших полушарий приходят в верхнюю височную борозду, а затем - в задние теменные отделы в качестве соматосенсорной информации, необходимой для подражания. Из задних теменных отделов они поступают в нижнюю лобную извилину, где кодируется цель действия, совершённого другим индивидуумом, затем импульсы приходят вновь в верхнюю височную борозду, где сравниваются полученное ранее описание действия другого индивидуума и сенсорные последствия (sensory consequences) акта подражания. При их совпадении имеет место подражание. Якобони предполагает, что зеркальные нейроны находятся во всех вышеописанных областях, причём нейроны каждой зоны специфичны по своим функциям, традиционно приписываемым этим зонам.

Рассмотрим доводы, приводимые автором этой гипотезы. О присутствии зеркальных нейронов в области верхней височной борозде свидетельствуют эксперименты Галлезе (Gallese, 1996), Якобони (Iacoboni et al., 1999, Iacoboni et al., 2001) и Дюбо (Dubeau et al., 2001). Якобони составил карту соматотопической организации верхней височной борозды, где обозначил местоположение зеркальных нейронов, отвечающих за подражание движениям пальцев, языка и глаз (Iacoboni, 2005). Ранее лабораторией Дэвида Пэрретта (Великобритания) была тщательно изучена верхняя височная борозда, оказалось, что нейроны отвечают при наблюдении за биологически важными стимулами и целенаправленными движениями.

В зоне F5 зеркальные нейроны были обнаружены впервые в середине 1990-ых. О наличии зеркальных нейронов в нижней лобной извилине человека говорят гипотезы об эволюционной связи зоны F5 мозга макаки и зоны Брока мозга человека (Iacoboni, 2005) и эксперименты группы исследователей из университета г. Пармы (Gallese et al., 1996, Rizzolatti & Craighero, 2004). В этой зоне предлагается выделить две группы нейронов – канонические, которые отвечают при наблюдении за предметом и зеркальные, которые отвечают как при самостоятельном взаимодействии с предметом, так и наблюдении, как это взаимодействие осуществляет другая особь. Зеркальные нейроны не отвечают ни при пассивном наблюдении за предметом, ни при

наблюдении за особью, исполняющей движения без предмета, симулирующими взаимодействием. В этом факте исследователи видят причастность зеркальных нейронов к кодированию цели взаимодействия с предметами (Iacoboni, 2005)

Эксперименты Ризцоллатти обнаружили зеркальные нейроны также и в теменной коре, у макака в зоне PF, у человека в нижней теменной доле (Rizzolatti et al., 1998, Rizzolatti et al., 2001). Отмечают, что зоны PF и F5 имеют чёткие нейроанатомические связи (Rizzolatti et al., 1998) Верхняя височная борозда имеет связи с теменной корой (Seltzer, & Pandya, 1994).

Якобони также оперирует понятиями прямая и обратная модель, заимствованными у Мицуо Кавато и Дэниэла Уолперта. Синтезируя собственную гипотезу о минимальной нейронной архитектуре подражания и гипотезу этих авторов о функциональной архитектуре моторного контроля (Wolpert & Kawato, 1998, Kawato, 1999), Якобони (Iacoboni, 2005) выдвигает следующие предположения. Желаемое сенсорное состояние является входом обратной модели, а моторный план, необходимый для достижения этого состояния, является выходом этой модели, причём входом является верхняя височная борозда, а выходом – лобные и теменные отделы; прямая модель – это подражательные схемы моторной коры.

Интересно, что люди чаще обнаруживают зеркальное (specular) подражание, чем анатомическое (anatomical), то есть, видя движение левой руки, подражают своей правой, как в зеркале (Iacoboni, 2005). Очевидно, это имеет место быть, ввиду того, что импульсы от зрительной коры ипсилатерального по отношению к части тела другого индивидуума полушария приходят через систему зеркальных нейронов в моторные зоны того же полушария, иннервирующего контрлатеральную конечность, то есть противоположную по отношению к конечности другого индивидуума. Когда мы видим движения левой руки, то информация из правого зрительного полушария приходит в левое полушарие, и через систему зеркальных нейронов возбуждаются моторные зоны этого же полушария, иннервируя правую руку. Якобони обнаружил более яркую активность зеркальных нейронов именно при зеркальном подражании (Iacoboni, 2005). Можно предположить, что анатомическое подражание является бо-

лее сложным процессом, охватывающим более обширные мозговые отделы обоих полушарий.

Было установлено, что отключение покрышечной части нижней лобной извилины (*pars opercularis*) обоих полушарий методом многократной транскраниальной магнитной стимуляции одинаковым образом снижает эффективность подражания (Heiser et al., 2003). Последующие эксперименты (Molnar-Szakacs, 2004) подтвердили двустороннюю вовлечённость зоны Брока в процесс подражания.

Итак, подражание является одной из базовых форм научения, нейрофизиологической основой которой является система зеркальных нейронов, связывающая сенсорные и моторные отделы коры головного мозга, кодирующие информацию об одних и тех же актах поведения.

ЭМПАТИЯ

Эмпатия (от греч. *empathia* – сопереживание) – эмоциональная отзывчивость человека на переживания другого. Сопереживая, человек испытывает чувства, идентичные наблюдаемым. Сопереживание может возникнуть как по отношению к наблюдаемым (или воображаемым) чувствам другого, так и к переживаниям персонажей художественных произведений, кино, театра, литературы (Психологический словарь, 2004). Эмпатия играет фундаментальную социальную роль, обеспечивая разделение чувств, потребностей, целей индивидуумами (Carr et al., 2003).

В определённом смысле, эмпатию можно рассматривать как составляющую понимания чужого сознания, а значит, она имеет много общего с подражанием, но нейробиология эмпатии отличается заметно от нейробиологии подражания в общем его смысле, так как здесь большую роль играют мозговые отделы, традиционно связываемые с эмоциями.

Карр и сотрудники (Carr et al., 2003), предлагая испытуемым наблюдать и подражать различным эмоциональным выражениям лица, обнаружили повышенную активность при подражании в премоторной коре, покрышечной части нижней лобной извилины (*pars opercularis*), верхней височной извилине, а также

в островке и миндалине. Островок, имеющий обширные связи с моторными отделами мозга, рассматривается как своего рода посредник между лимбической корой и системой зеркальных нейронов.

Низкую активность в премоторных зеркальных нейронах и островке обнаруживают испытуемые, страдающие аутизмом (Nishitani et al., 2004, Dapretto et al., 2006), тем самым, доказывая причастность системы зеркальных нейронов к этому заболеванию.

В самом общем смысле, можно говорить о том, что нейроанатомической основой эмпатии являются система зеркальных нейронов и лимбическая система, причём особое внимание уделяется миндалине и островку.

ЯЗЫК И РЕЧЬ

Как уже отмечалось выше, поле F5 признаётся гомологом поля Брока (поле 44 по Бродманну) человеческого мозга. Однако М.Якобони видит более глубокую эволюционную связь между мозгом макаки и мозгом человека. Аркообразная борозда (arcuate sulcus) лобной доли мозга макаки, по Якобони, является эволюционным предшественником лобных борозд мозга человека: её дорсальная часть является предшественником верхней лобной борозды (superior frontal sulcus), а вентральная - нижней лобной борозды (inferior frontal sulcus). Аркообразная борозда делит лобную долю на гранулярные отделы (моторные) и агранулярные (зона F5), причём зона F5 располагается вентральнее аркообразной борозды. Якобони делает вывод о том, что, находящаяся вентральнее нижней лобной извилины зона Брока мозга человека является гомологом зоны F5 мозга макаки, а значит, имеет схожие свойства (Iacoboni, 2005). Зона Брока, как и зона F5, обнаруживает повышенную активацию в процессе выполнения моторных задач с использованием рук (Krams et al., 1998, Binkofski, et al., 1999) и языка (Fox et al., 2001).

В университете города Лос-Анджелес был проведён следующий опыт, доказывающий вовлечённость зоны Брока в процессы подражания (Heiser et al., 2003). Учитывая, что покрывчатая часть нижней лобной извилины (pars opercularis) является

частью зоны Брока (Molnar-Szakacs et al., 2002), методом многократной транскраниальной магнитной стимуляции (repetitive transcranial magnetic stimulation) на время опыта отключали покрышечную часть нижней лобной извилины (pars opercularis) обоих полушарий и зрительную кору. Испытуемым предлагали подражать движениям руки, записанным на видео в одной серии опытов и совершать самостоятельные движения руки в соответствии с движениями красной точки в другой. Количество ошибок было достоверно выше при подражании движениям руки, нежели при самостоятельных движениях, и при отключении покрышечной части нижней лобной извилины (pars opercularis) по сравнению с отключением зрительной коры. Авторы делают выводы об участии зоны Брока в процессе подражании и наличии в ней зеркальных нейронов.

Многие авторы (Arbib, 2005, Bagasheva, 2007, Iacoboni, 2005, Théoret & Pascual-Leone, 2002) считают, что речь в процессе эволюции возникла на основе подражания звукам и жестам. Во-первых, зона Брока, имеющая зеркальные нейроны, активна как при эндогенной речевой деятельности, так и при подражательной неречевой. Во-вторых, зона Брока является гомологом зоны F5 мозга макаки, которая ответственна за подражательную деятельность. Речь, по мнению этих авторов, является на ранних своих этапах, как в филогенезе, так и в онтогенезе, звукоподражательным процессом, опосредованным системой зеркальных нейронов, найденных как в зоне F5 мозга макаки, так и в зоне Брока мозга человека. Зеркальные нейроны позволили людям подражать и, возможно, понимать движения губ и языка других, таким образом, давая толчок для эволюции языковых способностей, если считать речь (на поведенческом уровне) сложнейшей способностью быстро создавать двигательные программы для артикуляционных органов. Также предполагается, что появление зеркальных нейронов, опосредовавших появление речи, подражания и эмпатии, было ключевым моментом в эволюции человека, ознаменовав начало его культурной жизни («огромный скачок вперёд» по В.С. Рамачандрану).

Отталкиваясь от вышеизложенных утверждений, можно предположить, что недостаточное развитие речевых функций при аутизме является следствием нарушения системы зеркаль-

ных нейронов и неспособности научиться речи посредством подражания (Williams et al., 2001).

Итак, зеркальные нейроны найденные в зоне Брока, традиционно связываемой с речью, позволяют посредством процесса подражания научиться говорить и понимать речь, а нарушения работы зеркальных нейронов могут приводить к различным психическим расстройствам, связанным с ущербностью речи, к аутизму, в том числе.

ПОНИМАНИЕ ЧУЖОГО СОЗНАНИЯ

Под термином «понимание чужого сознания» (theory of mind) подразумевают способность делать выводы о всём наборе психических состояний (надежды, желания, намерения, воображения, эмоции и др.), которые являются причиной действий другого индивидуума. Понимание чужого сознания – это способность отражать сознание других индивидуумов (Baron-Cohen, 2001). Способность понимать намерения, связанные с действиями других индивидуумов, является фундаментальным компонентом социального поведения (Frith & Frith, 1999). В настоящее время термин “theory of mind” широко используется в англоязычной литературе при объяснении механизмов обучения, актёрских способностей, развития мышления и способностей к социальному взаимодействию, описании симптоматики аутизма как следствия неправильной работы зеркальных нейронов. Хрестоматийным примером является тест «Салли и Энн» (“Sally and Anne” test) (Baron-Cohen et al., 1985). Дети наблюдают, как Салли прячет предмет в корзину и уходит, затем Энн перекладывает предмет в коробку. Вопрос: где будет в первую очередь искать предмет Салли, когда вернётся? Те, кто отвечает, что в корзине, обнаруживают способность к пониманию чужого сознания. Дети в норме начинают справляться с этим заданием в возрасте четырёх лет. Дети, отвечающие, что Салли будет исследовать коробку, признаются страдающими аутизмом, если они старше четырёхлетнего возраста.

Предполагается, что система зеркальных нейронов обеспечивает осуществление исполнительского плана наблюдаемого поведения, таким образом, помещая наблюдателя в «менталь-

ную обувь» исполнителя (Gallese, 2000). В самом общем смысле, понимание чужого сознания может быть сведено к сумме подражаний и эмпатии, и тогда его нейрофизиологическая основа будет совпадать с нейрофизиологической основой подражания и эмпатии. В мозге наблюдателя и исполнителя возбуждаются схожие или «разделяемые обоими» нейронные сети (shared circuits) (Keysers & Gazzola, 2006), в которые и входят зеркальные нейроны.

Также связь между пониманием чужого сознания и зеркальными нейронами обнаруживается на материале клинических наблюдений за детьми, больными аутизмом. Такие дети, как правило, неспособны к полноценному социальному взаимодействию, не справляются с тестами, в которых необходимо догадываться о намерениях, знаниях и эмоциях других. Симон Барон-Коуэн из Кембриджа объединил различные способы диагностики, позволяющие выявить наличие аутизма у детей разного возраста на основе уровня развития способности к пониманию чужого сознания (Baron-Cohen, 2001), что позволяет нам ещё раз убедиться в наличии связи между пониманием чужого сознания и системой зеркальных нейронов.

Некоторые исследователи связывают так же зеркальные нейроны с такими гуманитарными проблемами как необходимость Другого (Iacoboni, 2008), театральные способности (Gallese, 2008) развитие культуры путём подражания (Ramachandran, 2000) Тем самым сближая естественную науку с гуманитаристикой.

ИСКАЖЁННОЕ ПСИХИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ (АУТИЗМ)

Многие исследователи, занимающиеся проблемой аутизма, в настоящее время склонны приписывать большую роль участию системы зеркальных нейронов в симптоматике аутизма. Классически на поведенческом уровне аутизм определяют через затруднения, возникающие при социальных контактах, неспособность понимать и использовать вербальные и невербальные способы коммуникации, персеверации в моторной сфере, задержку в школьном обучении, неспособность понимать метафорический смысл слов и предложений (Filipek et al., 1999). В

последние годы некоторые англоязычные авторы (Oberman et al., 2005, Williams et al., 2001, Smith & Bryson, 1994, Baron-Cohen, 2001) добавляют к этим симптомам также дисфункции таких способностей, как мозговая репрезентация действия другого индивидуума (action representation), подражание (imitation), эмпатия (empathy), понимание чужого сознания (theory of mind), то есть способностей, которые, являясь последовательными звеньями одной цепи, обеспечивают социальное взаимодействие между индивидуумами.

В университете города Сан-Диего (США) исследовательская группа под руководством Вилаянура С. Рамачандрана изучает связь между нарушениями в работе системы зеркальных нейронов и аутизмом (autism spectrum disorders) методом электроэнцефалографии. Отчетливая взаимосвязь мю-ритма с двигательной активностью позволяет, по мнению некоторых авторов, рассматривать его как альфа-ритм моторной коры (Кирой, 1998). В норме мю-активность подавляется при выполнении действия и при наблюдении выполнения действия другим индивидуумом. В эксперименте (Oberman et al., 2005) было показано, что у испытуемых, страдающих аутизмом, не наблюдалось подавления мю-активности, регистрируемой в вышеуказанных зонах, ни во время просмотра видеофильма, в котором человек сжимал и разжимал руку (биологически значимый стимул), ни при показе видеофильма, в котором светлые шарики передвигались по тёмному фону (биологически незначимый стимул). В контрольной группе наблюдалось достоверное подавление мю-активности при просмотре движений руки. Авторы делают выводы о том, что в норме при наблюдении действий других индивидуумов активность зеркальных нейронов в указанных зонах тормозится, благодаря чему подражание отсутствует. У страдающих аутизмом, как известно, обнаруживаются расстройства подражания, что авторы связывают с нарушением работы зеркальных нейронов, но на вопрос, что первично, отставание в развитии системы зеркальных нейронов или аутизм, имеющий причиной какие-то другие факторы, авторы не готовы дать ответ. Некоторые исследователи приписывают большую роль нарушениям фронтальной коры при аутизме (Castelli et al., 2002), которая, по нашему предположению, может оказывать

влияние на зеркальные нейроны каудальнее лежащих областей, и неправильная её работа может неправильно координировать работу соответствующих зеркальных нейронов. Принимая гипотезу М. Якобони о минимальной нейронной архитектуре подражания (Iacoboni, 2005), можно предположить, что возбуждение, пришедшее в нижнюю лобную извилину из задних теменных отделов, не передаётся в верхнюю височную борозду, которая в норме, возбуждая моторные отделы мозга, запускает соматовегетативные компоненты подражательного поведения. Это, в свою очередь, может являться следствием либо нарушения работы нейронов лобных отделов, либо патологией межнейронных связей.

Если причина аутизма заключается в нарушении функции зеркальной системы мозга, можно попытаться разработать новые подходы к диагностике и лечению этого расстройства (Рамачандран, Оберман, 2007). Авторы выдвигают на рассмотрение следующие возможные способы коррекции аутизма: использование зрительной обратной связи и некоторых препаратов, в частности, основанных на метилendioксиметамфетамине (MDMA). Данные разработки находятся на начальных стадиях и требуют экспериментального подтверждения своей валидности.

Также стоит упомянуть и о теории эмоционального ландшафта (*salience landscape theory*), разработанной Вилаянуром Рамачандраном, Уильямом Хирстейном, Поршией Иверсен. Все сенсорные стимулы проходят через миндалину, где определяется их эмоциональный аспект, вследствие чего возникает определённая соматовегетативная реакция. Эмоциональным ландшафтом называется весь спектр таких реакций в конкретный момент времени. Возможно, что у детей, страдающих аутизмом, нарушены связи между лимбической системой и корой больших полушарий, и стимулы, в норме не вызывающие сильных эмоциональных реакций, могут вызвать «вегетативную бурю». Поэтому, они избегают встреч глазами, разговоров. По предположению авторов, какое-либо событие, вызывающее деформацию эмоционального ландшафта, т.е. нарушающее связи между лимбической системой и остальным мозгом, одновременно приводит и к ослаблению функций зеркальных нейронов (Рамачандран, Оберман, 2007).

Низкую активность зеркальных нейронов премоторной коры и островка обнаруживают испытуемые, страдающие аутизмом (Nishitani et al., 2004, Dapretto et al., 2006), тем самым, доказывая причастность системы зеркальных нейронов к этому заболеванию.

Симон Барон-Коуэн из Кембриджа объединил различные способы диагностики, позволяющие выявить наличие аутизма у детей разного возраста на основе уровня развития способности к пониманию чужого сознания (Baron-Cohen, 2001), что также указывает на наличие связи между аутизмом и системой зеркальных нейронов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С момента открытия зеркальных нейронов в середине прошлой декады, множество учёных в разных концах земного шара ведут плодотворные исследования в этой области. Гипотезы, созданные в начале XXI века, пока достаточно успешно позволяют объяснять с сугубо естественнонаучной точки зрения такие явления социальной жизни, как подражание, эмпатия, понимание чужого сознания, вскрывают нейрофизиологические механизмы такого серьёзного заболевания, как аутизм, и дополняют современные знания о языке и речи.

ЛИТЕРАТУРА

Arbib M. The Mirror System, Imitation, and the Evolution of Language. In Kerstin Dautenhahn and Chrystopher Nehaniv, (eds.) *Imitation in Animals and Artifacts*. The MIT Press, 2005

Bagasheva A. In Search of the Language Organ (Re-visiting some conceptual discontinuities in linguistic theory). *Bulgarian Journal of American and Transatlantic Studies* 2007; 2

Baron-Cohen S., Leslie A.M., Frith U. Does the autistic child have a “theory of mind?”. *Cognition* 1985; 21: 37–46.

Baron-Cohen S. Theory of mind and autism: a review. *Special Issue of the International Review of Mental Retardation* 2001; 23: 169-204

Binkofski F., Buccino G., Stephan K.M., Rizzolatti G., Seitz R.J., Freund H.-J. A parieto-premotor network for object manipulation: evidence from neuroimaging. *Exp Brain Res* 1999; 128: 210-213

Bird, G. & Heyes, C. M. (2007) Imitation: thoughts about theories. In K. Dautenhahn & C. Nehaniv (Eds.) *Models and Mechanisms of Imitation and Social Learning in Robots, Humans and Animals*. Cambridge University Press

Carr L., Iacoboni M., Dubeau M.C., Mazziotta J.C., & Lenzi G.L. Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proc Natl Acad Sci USA* 2003; 100(9): 5497-5502

Castelli F., Frith C., Happe F., Frith U., Autism, Asperger syndrome and brain mechanisms for the attribution of mental states to animated shapes, *Brain* 2002; 125: 1839–1849

Dapretto M., Davies M.S., Pfeifer J.H., Scott A.A., Sigman M., Bookheimer S.Y., and Iacoboni M. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nat. Neurosci.* 2006; 9: 28–30

di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176-180. 1992

Dubeau M.C., Iacoboni M., Koski L., Markovac J., Mazziotta J.C. Topography for body parts motion in the STS region. *Soc Neurosci Abs* 2001; 27.

Filipek P.A., Accardo P.J., Baranek G.T. The screening and diagnosis of autistic spectrum disorders. *Journal of Autism and Developmental Disorders* 1999; 29(6): 439-484

Fox P.T., Huang A., Parsons L.M., Xiong J.H., Zamarippa F., Rainey L., Lancaster J.L. Location-probability profiles for the mouth region of human primary motor-sensory cortex: model and validation. *Neuroimage* 2001; 13: 196-209

Frith C.D., Frith U. Interacting minds: A biological basis. *Science* 1999; 286: 1692-1695

Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 1996; 119: 593-609

Gallese V. Agency and motor representations: new perspectives on intersubjectivity. ISC working papers 2000-6. Workshop on autism and the theory of mind. Lyon, 8th May, 2000

Gastaut H. The brain stem and cerebral electrogenesis in relation to consciousness // *Brain Mechanisms and Consciousness*. - Paris, 1954.

Heiser M., Iacoboni M., Maeda F., Marcus J., Mazziotta J.C. The essential role of Broca's area in imitation. *Eur J Neurosci* 2003; 17: 1123-1128

Heyes C (2001) Causes and consequences of imitation. *Trends Cogn Sci* 5:253-261.

Heyes C (2002) Transformational and associative theories of imitation. In: *Imitation in animals and artifacts.*, pp 501-523. Cambridge, MA, US: MIT Press.

Iacoboni M., Woods R.P., Brass M., Bekkering H., Mazziotta J.C., Rizzolatti G. Cortical mechanisms of human imitation. *Science* 1999; 286: 2526-2528

Iacoboni M., Koski L.M., Brass M., Bekkering H., Woods R.P., Dubeau M.C., Mazziotta J.C., Rizzolatti G. Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 2001; 98: 13995-13999.

Iacoboni M. The Quiet Revolution of Existential Neuroscience. In: *Integrating Biological and Psychological Explanations of Social Behavior*. Guilford Press. 2008

Iacoboni M. Understanding others: imitation, language, empathy. In: *Perspectives on imitation: from cognitive neuroscience to*

social science, Hurley, S., and Chater, N. (Eds), Cambridge, MA: MIT Press, 2005

Kawato M. Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Op Neurobiol* 1999; 9: 718-727

Keysers C., Gazzola V. Towards a unifying neural theory of social cognition. In: *Progress in brain research*, vol. 156, Anders, Ende, Unghofer, Kissler & Wildgruber (Eds.), 2006

Kohler E., Keysers C., Umiltà M.A., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. Hearing of sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science* 2002; 297: 846-848

Koski L., Iacoboni M., Dubeau M.S., Woods R.P., Mazziotta J.C. Modulation of cortical activity during different imitative behaviors. *J Neurophysiol* 2003; 89: 460-471

Krams M., Rushworth M.F.S., Deiber M.-P., Frackowiak R.S.J., Passingham R.E. The preparation, execution, and suppression of copied movements in the human brain. *Exp Brain Res* 1998; 120: 386-398

Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1983). Newborn-Infants Imitate Adult Facial Gestures. *Child Development*, 54(3), 702-709.

Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1994). Imitation, Memory, and the Representation of Persons. *Infant Behavior & Development*, 17(1), 83-99.

Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1997). Explaining facial imitation: A theoretical model. *Early Development & Parenting*, 6(3-4), 179-192.

Molnar-Szakacs I., Iacoboni M., Koski L., Maeda F., Dubeau M.C., Aziz-Zadeh L., Mazziotta J.C. Action observation in the pars opercularis: Evidence from 58 subjects studied with FMRI. *J Cogn Neurosci Suppl* S:F118.

Nishitani N., Avikainen S., and Hari R. Abnormal imitation-related cortical activation sequences in Asperger's syndrome. *Ann. Neurol.* 2004; 55: 558-562.

Oberman L.M., Hubbard E.M., McCleery J.P., Altschuler E.L., Ramachandran V.S., Pineda J.A. EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectral disorders. *Cognitive Brain Research* 2005; 24(2): 190-198

Perrett DI, Emery NJ (1994) Understanding the intentions of others from visual signals: neurophysiological evidence. *Curr Psychol Cogn* 13:683-694.

Perrett DI, Harries MH, Bevan R, Thomas S, Benson PJ, Mistlin AJ, Chitty AJ, Hietanen JK, Ortega JE (1989) Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions. *J Exp Biol* 146:87-113.

Perrett DI, Harries MH, Mistlin AJ, Hietanen JK, Benson PJ, Bevan R, Thomas S, Oram MW, Ortega J, Brierly K (1990) Social signals analyzed at the single cell level: someone is looking at me, something touched me, something moved! *Int J Comp Psychol* 4:25-55.

Piaget J. Play and imitation in childhood. Norton, New York, 1962

Ramachandran V.S., "Mirror Neurons and imitation learning as the driving force behind "the great leap forward" in human evolution", *Edge*, no. 69, May 29, 2000

Rizzolatti G., Craighero L. The mirror-neuron system. *Annu. Rev. Neurosci.* 2004; 27: 169-192

Rizzolatti G., Luppino G., Matelli M. The organization of the cortical motor system: new concepts. *EEG Clin Neurophysiol* 1998; 106: 283-296

Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying action understanding and imitation. *Nat Rev Neurosci* 2001; 2: 661-670

Seltzer B, Pandya DN (1994) Parietal, temporal, and occipital projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: a retrograde tracer study. *J Comp Neurol* 343:445-463.

Smith I.M., Bryson S.E. Imitation and action in autism: a critical review. *Psychological Bulletin* 1994; 116: 259-273

Théoret H., Pascual-Leone A. Language Acquisition: Do as You Hear. *Current Biology* 2002; 12: 736-737

Williams J.H.G., Whiten A., Suddendorf T., Perrett, D.I. Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience and Biobehavioural Review* 2001; 25: 287-295

Wohlschläger, A., Gattis, M., & Bekkering, H. (2003). Action generation and action perception in imitation: an instance of the

ideomotor principle. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358, 501-515.

Wolpert D.M., Kawato M. Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks* 1998; 11: 1317-1329.

Freedberg D. and Gallese V. Movimento, emozione, empatia. I fenomeni che si producono a livello corporeo osservando le opere d'arte. *Prometeo*, 2008, Anno 26, N° 103:52-59.

Gallese V. Dai neuroni specchio alla consonanza intenzionale. *Meccanismi neurofisiologici dell'intersoggettività. Rivista di Psicoanalisi*, LIII, 2007, 1: 197-208.

Gallese V. Il corpo teatrale: Mimetismo, neuroni specchio, simulazione incarnata. *Culture Teatrali*, 2008, 16:13-38.

Gallese V., Migone P. and Eagle M.E. La simulazione incarnata: i neuroni specchio, le basi neurofisiologiche dell'intersoggettività e alcune implicazioni per la psicoanalisi. *Psicoterapia e Scienze Umane*, 2006, XL: 543-580.

Кирой В.Н. Электроэнцефалография. Ростов-на-Дону: РГУ, 1998

Психологический словарь / Под ред. В.П. Зинченко, Б. Г. Мещерякова. – М.: ООО «Издательство АСТ», 2004

Рамачандран Р., Оберман Л. Разбитые зеркала: теория аутизма//В мире науки. – 2007. – №3

Тард Г. Законы подражания. СПб., 1892.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии М.: Российское психологическое общество, 1999

Формат 60х84 1/16. Гарнитура Times New Roman.
Бумага офсетная. Печать трафаретная.
Заказ № 2179. Тираж 100 экз.
ООО «ТС-полиграфия»,
г. Ростов-на-Дону, ул. Студенческая, 4